寄主体型大小对管氏肿腿蜂生殖潜力的影响

周冰颖，李保平，林芳芳，孟　玲*

（南京农业大学植物保护学院，农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室，南京 210095）

摘要：【目的】揭示寄主体型大小对肿腿蜂生殖潜力的影响,进一步认识寄生蜂准社会行为的进化以及为大规模繁殖和利用肿腿蜂的生物防治实践提供科学依据。【方法】以管氏肿腿蜂 *Sclerodermus guani* 和寄主青杨天牛 *Saperda populnea* 幼虫为材料,为雌蜂终身连续提供称重的寄主,观察逐日产卵量及在无抚育条件下其子代蜂发育至成虫的表现,分析产卵时期(早、中和晚期)、寄主体重对产卵量及其子代发育指标的影响。【结果】寄主体重和产卵期均影响管氏肿腿蜂终身产卵量,产卵量随寄主体重增大而呈二次函数式增大,但随产卵期延长而大幅减小。寄主体重和产卵期互作影响管氏肿腿蜂子代蜂存活率、出蜂数、成虫体重和性比等子代发育指标,表现在:(1)产卵早期所产子代蜂的存活率随寄主体重增大而略降低,产卵中期所产子代蜂存活与寄主体重无关,产卵晚期所产子代蜂的存活率可能与寄主体重无关;(2)产卵早期和晚期产子代蜂的羽化成虫数和性比不受寄主体重的影响,但产卵中期产的子代蜂出蜂数随寄主体重增大而增加,性比随寄主体重增大而逐渐减小;(3)产卵早期产的子代雌蜂体重随寄主体重增大而呈二次函数式增大,而产卵中期产的子代蜂体重不受寄主体重的影响。【结论】寄主体型大小对管氏肿腿蜂早期产卵量及其子代蜂发育表现有显著影响。

关键词：肿腿蜂；管氏肿腿蜂；青杨天牛；寄主品质；终身生殖力；发育表现；性比

中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2016)03-0316-06

Influence of host body size on potential reproductive capability of *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae)

ZHOU Bing-Ying, LI Bao-Ping, LIN Fang-Fang, MENG Ling* (Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests, Ministry of Education, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract:【Aim】To explore the effects of host body size on potential reproductive capability of *Sclerodermus guani*, and so to provide data for understanding the quasi-social behavior evolution in parasitoids and mass production of *Sclerodermus* parasitoids in biological control of wood-boring beetle pests.【Methods】We exposed a larva of the small poplar longhorn beetle, *Saperda populnea* to a female adult of *S. guani* to oviposit each day until the wasp was dead. Number of eggs laid every day and offspring developmental performance without maternal care were analyzed in relation to host body weight at parasitism and oviposition periods (early, middle and late periods).【Results】The number of eggs laid by *S. guani* was affected not only by host body weight at parasitism, increasing in a quadratic function with host weight, but also by the oviposition period, decreasing distinctly from early to late periods. Offspring developmental performance of this parasitoid, as measured by the survival rate, number of emerged adults, adult body weight and sex ratio, was influenced by interactions between host body weight and oviposition period. Survival of offspring parasitoids slightly decreased with increasing

基金项目：国家自然科学基金项目(31570389)；江苏省林业三新工程(lysx[2014]17)；国家公益性行业(农业)专项(201103002)

作者简介：周冰颖，女，1992 年 5 月生，重庆人，硕士研究生，研究方向为害虫生物防治，E-mail：lucy9252@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：ml@njau.edu.cn

收稿日期 Received：2015-11-05；接受日期 Accepted：2016-01-22

host body weight for the eggs laid in the early period, but did not vary for the eggs laid in the middle and likely late periods. The number and sex ratio of emerged adults were not affected by host body weight for the eggs oviposited in the early and late periods, but the number of emerged wasps increased and sex ratio decreased with host body weight for the eggs laid in the middle period. Offspring female adult body weight increased with host body weight in a quadratic function for the eggs produced in the early oviposition period, but did not vary for the eggs laid in the middle period. 【Conclusion】Host body size has a profound influence on the number of eggs laid and developmental performance of offspring parasitoids from the eggs laid in the early oviposition period.

Key words: Bethylid wasps; *Sclerodermus guani*; *Saperda populnea*; host quality; lifetime fecundity; developmental performance; sex ratio

生物的生殖特征与其适应度(fitness)密切相关,因而成为研究生物适应性的主要特性。在寄生蜂生态与进化生物学研究中,最大现实生殖力(maximum realized fecundity)是衡量寄生蜂适应性的主要适应度指标之一(Godfray, 1994)。在寄生蜂演化中,大部分种类无论独居还是群集寄生,雌蜂产卵后就离开寄主,子代自主在寄主上完成发育(Quicke, 1997)。但在个别类群中,雌蜂产完卵后不离开寄主,继续照顾子代直至其完成发育,表现出从简单的单雌独自到复杂的多雌相互照顾子代的社会行为(Eickwort, 1981; Costa, 2006)。迄今,与其他社会性昆虫相比,对寄生蜂的社会行为知之甚少(Costa, 2006; Matthews *et al.*, 2009)。Tang 等(2014)对肿腿蜂 *Sclerodermus* 雌蜂合作抚育子代行为的研究认为,雌蜂合作可有效利用体型较大的天牛幼虫寄主。抚育子代需要耗费大量的时间和能量,必然牺牲掉搜寻和寄生更多寄主的机会。在阐释寄生蜂抚育子代的适应性时,常需要把雌蜂潜在的最大繁殖力作为理论适应度的参照坐标。另外,在大规模繁蜂的生物防治实践中,也必须了解雌性寄生蜂潜在的最大生殖力。此前,虽有研究测定过管氏肿腿蜂 *Sclerodermus guani* Xiao *et* Wu 的生殖力(时亚琴和王素英, 2001; 李永和等, 2007; 丁志国等, 2010),但均未排除雌蜂抚育,因而无法得知雌蜂潜在的最大生殖力。

由于寄生蜂依赖于寄主的营养完成幼虫期发育,故寄主品质就成为影响寄生蜂生殖力的关键因素(Godfray, 1994)。在与寄主品质相关的诸多特性中,寄主体型大小与寄生蜂生长发育可用资源量成正比,因而成为寄主品质的主要指标(Slansky, 1986; Mackauer *et al.*, 1997; Harvey, 2005)。对于单寄生蜂来说,在非过寄生情况下适宜龄期寄主的体型大小成为决定子代蜂发育表现的唯一重要的因素;对于聚寄生蜂来说,寄主大小的影响还与子代居群大小密切相关,对有限寄主资源的竞争使子代蜂适合度成为居群大小的负函数(Godfray, 1994);对于具有抚育子代蜂行为的社会性寄生蜂来说,寄主体型大小对子代蜂的影响还与母蜂的抚育行为有关(Liu *et al.*, 2011)。此前,虽有个别研究报道寄主体型大小对肿腿蜂生殖力的影响(丁志国等, 2010),但该研究用寄主天牛幼虫体长代表体型大小,而幼虫体长由于伸缩性强,并非体型大小的可靠指标;而且该研究未排除雌蜂抚育的影响,因而其生殖力是现实生殖力、而非潜在的最大生殖力。

肿腿蜂是寄生蜂中唯一表现准社会行为的类群(Hu *et al.*, 2012; Tang *et al.*, 2014),是林木蛀干害虫(天牛、吉丁虫等)的重要聚集性外寄生天敌。肿腿蜂寄生行为包括寄主搜寻、麻痹、取食、产卵等一系列行为,雌蜂抚育子代直至成蜂羽化(张仲信和田淑珍, 1980; 张卫光等, 2004, 2005)。雌蜂由于抚育子代而无法寄生更多的寄主,故实现其最大生殖力受到时间的制约,即所谓“时间限制”(time limitation)。时间限制是阻碍寄生性和植食性昆虫适应度最大化的主要因素(Gotthard *et al.*, 2007; Segoli and Rosenheim, 2013)。

本研究以管氏肿腿蜂为对象,用青杨天牛 *Saperda populnea* (L.)为寄主,对以下问题进行研究:在不抚育子代的情况下管氏肿腿蜂潜在的终身生殖力与寄主体型大小之间存在何种函数关系。对该问题的回答不仅可为认识寄主品质影响寄生蜂生活史特征提供新的依据,从而有助于认识寄生蜂准社会行为的适应性,而且可为大规模繁殖利用肿腿蜂的生物防治实践提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

管氏肿腿蜂来自江苏省林业科学院长期饲养、大规模繁殖种群,每年从野外采集部分蜂进行复壮。本试验所用雌蜂为室内(温度 26℃,相对湿度

60% ~80%)用青杨天牛幼虫繁育的同一代雌蜂，雌蜂体型大小相当，寄主为采自山西省某林场的青杨天牛幼虫，材料均保存于4℃冰箱中待用。

1.2 寄主体重和雌蜂产卵期对潜在终身生殖力的影响

为揭示寄主体型大小与潜在终身生殖力的函数关系，采用基于回归模型的实验设计。这种实验设计不预设自变量因素的处理梯度，每个处理对象为一个水平(Gotelli and Ellison, 2004)。该设计有利于揭示自变量因素与因变量的函数关系，常可为认识因果关系提供更有意义的信息(Cottingham *et al.*, 2005)。将寄主青杨天牛幼虫单头称重(Mitler, AL204-IC，精确到0.0001 g)后放入指型玻璃管(直径1.0 cm，长5.0 cm)中，然后接入1头刚羽化并交配的雌蜂。待雌蜂产卵1 d后，将雌蜂接入另一含有新鲜寄主的试管中，让其继续产卵1 d后，再把雌蜂移到第3管寄主上；以此类推，直至雌蜂死亡。将产卵期依据最长产卵期(16 d)划分为早(1 -6 d)、中(7 -11 d)和晚期(12 -16 d)3个产卵期。从接蜂后第3天起，每4 h观察1次产卵数量。

1.3 寄主体重和雌蜂产卵期对子代蜂发育指标的影响

接蜂和观察方法同1.2节。待子代结茧后，每12 h观察1次，记录首次羽化出蜂的时间。将羽化出的子代蜂放在4℃冰箱里冷藏30 min后称重，将每头雌蜂的所有子代雌蜂称重，以获得子代雌蜂的平均体重，并统计性比(雄性占子代蜂总数的比例)。

实验在养虫室内进行，室内温度为25 ±1℃，相对湿度60% ~80%。共观察30头雌蜂作为独立的生物学重复。

1.4 数据分析

鉴于供试同一蜂群内不同雌蜂之间、同一雌蜂不同产卵期之间存在某种相关性，故以供试雌蜂来源的蜂群和雌蜂个体为随机效应变量(嵌套关系)，以寄主体重和产卵期为固定效应变量，采用广义混合效应模型拟合产卵量和出蜂量(整数数据，采用Poisson分布型)以及存活率和性比(二项数据，采用二项分布型)；用一般线性混合效应模型拟合子代雌蜂体重(连续数值数据)。当寄主体重与产卵期之间有显著($P<0.05$)互作时，分别分析不同产卵期寄主体重的影响；当该两因素之间没有显著互作时，分别分析寄主体重和产卵期的影响。用R软件(R Core Team, 2014)进行数据分析。

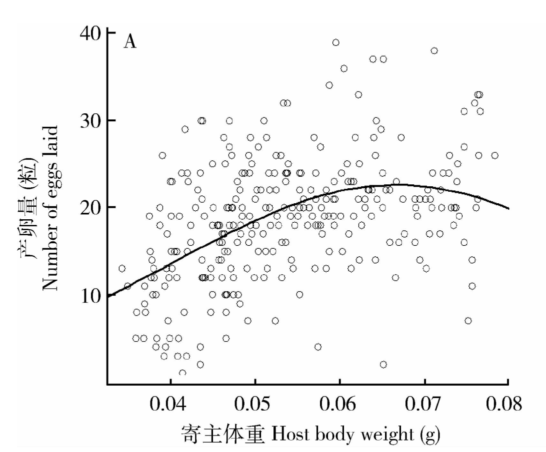
2 结果

2.1 寄主体重和雌蜂产卵期对管氏肿腿蜂潜在终身产卵量的影响

寄主体重和产卵期均显著影响终身产卵量，但两因素互作没有显著影响(Wald似然比测验：寄主体重$\chi^2=4.01$, $P=0.045$；产卵期$\chi^2=24.05$, $P<0.001$；互作$\chi^2=3.50$, $P=0.17$)。分别分析2个因素的影响，结果表明：产卵量随寄主体重增大呈现二次函数增长关系(图1: A)；产卵量随产卵期推后明显减小，早、中和晚产卵期之间均存在显著差异(图1: B)。

2.2 寄主体重和雌蜂产卵期对管氏肿腿蜂子代发育指标的影响

2.2.1 卵至成虫的存活率：卵至成虫的存活率既受寄主体重和产卵期、也受两因素互作的显著影响(Wald似然比测验：寄主体重$\chi^2=6.50$, $P=0.01$；产卵期



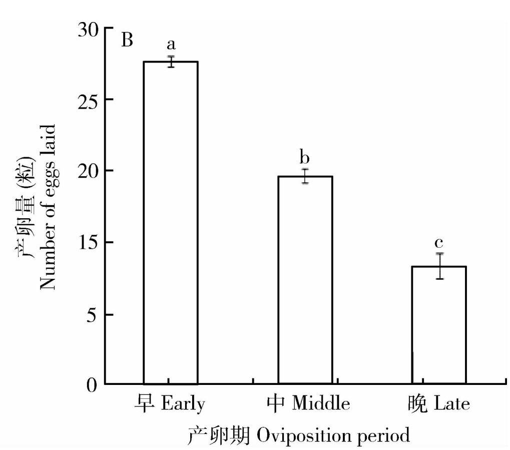


图1 寄主体重(A)和产卵期(B)对管氏肿腿蜂终身产卵量的影响

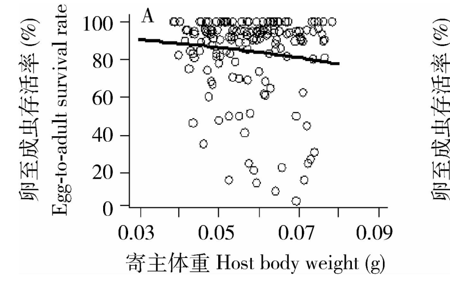
Fig. 1 Lifetime fecundity of *Sclerodermus guani* as affected by host body weight at parasitism (A) and oviposition period (B)

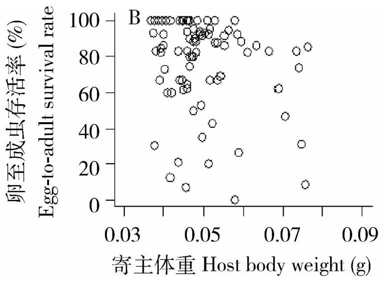
图柱上的短柄代表标准误；不同小写字母代表产卵期之间有显著差异($P<0.05$)。Bars are standard errors, and different lowercase letters indicate a significant difference between oviposition periods.

$\chi^2=12.55$, $P=0.002$;互作 $\chi^2=18.41$, $P<0.001$)。分别对不同产卵期下寄主体重与存活率关系的分析表明,卵至成虫的存活率在产卵早期随寄主体重增大而逐渐减小(图2：A);在产卵中期不受寄主体重的影响(图2：B);在产卵晚期随寄主体重增大而大幅减小,但显然该趋势是受极端值影响的结果,如若去除该极端值,则存活率与寄主体重无关(图2：C)。

2.2.2　子代羽化出蜂数、雌蜂体重及性比:羽化出蜂数既受产卵期、也受寄主体重与产卵期互作的显著影响(Wald 似然比测验:寄主体重 $\chi^2=0.51$, $P=0.47$;产卵期 $\chi^2=21.96$, $P<0.001$;互作 $\chi^2=9.33$, $P=0.01$)。分别对不同产卵期寄主体重与出蜂数关系的分析表明,出蜂数在产卵早期和晚期不受寄主体重的影响(图3：A, C),但在产卵中期随寄主体重增大而略有增多(图3：B)。

子代雌蜂体重既受产卵期和寄主体重、也受两者互作的显著影响(Wald 似然比测验:寄主体重 $\chi^2=24.47$, $P<0.001$;产卵期 $\chi^2=18.36$, $P<0.001$;互作 $\chi^2=18.33$, $P<0.001$)。分别对不同产卵期下寄主体重与子代雌蜂均重关系的分析表明,





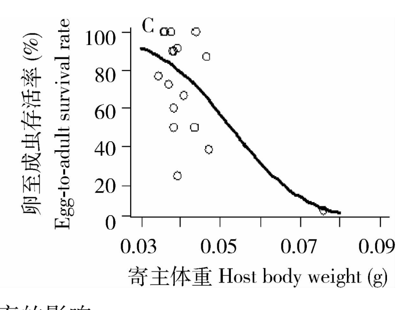
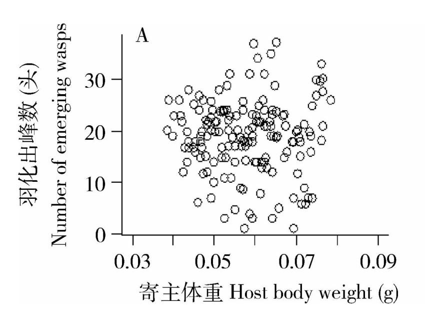
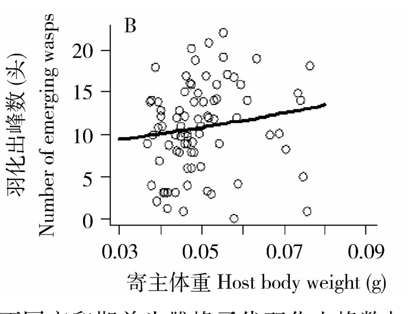


图2　寄主体重和产卵期对管氏肿腿蜂子代存活率的影响

Fig. 2　Survival of *Sclerodermus guani* offspring parasitoids in relation to host body weight at parasitism for eggs laid during different oviposition periods

A：产卵早期 Early oviposition period；B：产卵中期 Middle oviposition period；C：产卵晚期 Late oviposition period.





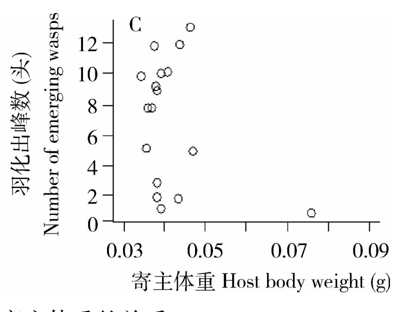


图3　管氏肿腿蜂不同产卵期单头雌蜂子代羽化出蜂数与寄主体重的关系

Fig. 3　Number of emerged adults of *Sclerodermus guani* in relation to host body weight at parasitism for eggs laid during different oviposition periods

A：产卵早期 Early oviposition period；B：产卵中期 Middle oviposition period；C：产卵晚期 Late oviposition period.

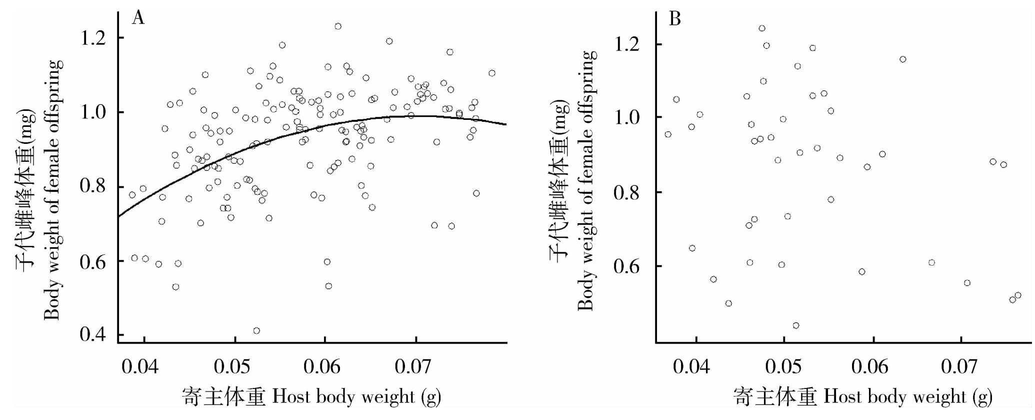


图4　管氏肿腿蜂不同产卵期子代雌蜂体重与寄主体重的关系

Fig. 4　Body weight of offspring female adults of *Sclerodermus guani* in relation to host body weight at parasitism for eggs laid during different oviposition periods

A：产卵早期 Early oviposition period；B：产卵中期 Middle oviposition period.

早期所产子代雌蜂均重随寄主体重增大而增大,表现二次函数曲线关系(图 4: A),但中期产子代雌蜂均重不受寄主体重的影响(图 4: B); 晚期产子代存活数太少,尚无法获得有效推断。

子代蜂性比(雄性占比)受产卵期及其与寄主体重互作的显著影响(Wald 似然比测验:寄主体重 $\chi^2=0.50$, $P=0.48$;产卵期 $\chi^2=71.66$, $P<0.001$;互作 $\chi^2=13.48$, $P=0.001$)。分别对不同产卵期所产子代的性比与寄主体重关系的分析表明,性比在产卵早期和晚期不受寄主体重的影响(图 5: A, C),但在产卵中期随寄主体重增大而减小(图 5: B),且从中期到晚期性比越来越接近于 1。

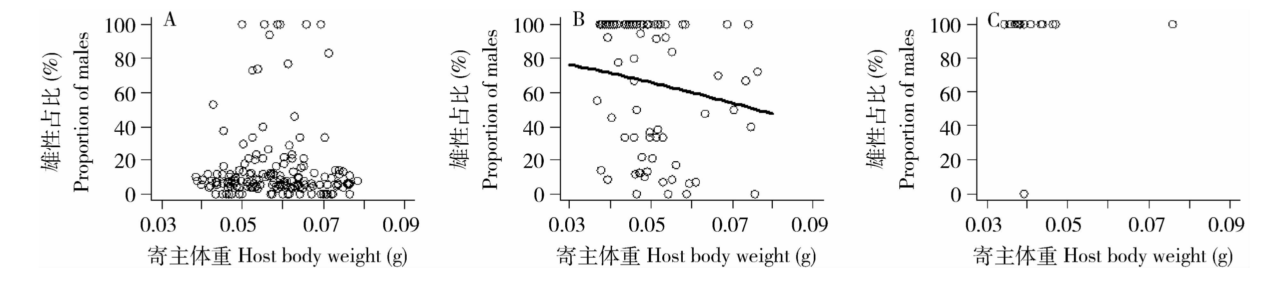


图 5 管氏肿腿蜂不同产卵期子代蜂性比(雄性占比)与寄主体重的关系

Fig. 5 Sex ratio (proportion of males) of offspring parasitoids of *Sclerodermus guani* in relation to host body weight at parasitism for eggs laid during different oviposition periods

A: 产卵早期 Early oviposition period; B: 产卵中期 Middle oviposition period; C: 产卵晚期 Late oviposition period.

3 讨论

本研究发现,寄主体重与潜在终身产卵量并未表现出直线函数关系,而是二次函数关系,即寄主体重增大到一定程度后产卵量不再继续增大;而且寄主体重的影响与产卵期无关(没有显著互作)。寄主体重是寄主体型大小的代表,是寄主品质的主要属性(Godfray, 1994; Mackauer *et al.*, 1997)。雌蜂在寄主体重达到一定大小后不再增大其产卵量的原因可能有两方面:一是雌蜂受抱卵量限制难以再增大其产卵量,因为李永和等(2007)的研究表明,在体型更大的松墨天牛幼虫上仅获得 107 头成蜂,据此推测管氏肿腿蜂抱卵量有限;但时亚琴和王素英(2001)在连续 5 头青杨天牛幼虫(未称体重)寄主上获得了高达 361 头成蜂,由此推测,抱卵量不会成为限制因素。另一原因可能是由于本研究所用青杨天牛幼虫的品质与上述研究相比较差(如体型较小),导致雌蜂控制产卵量。雌性寄生蜂通常具备精确鉴别寄主品质的能力(Quicke, 1997),因为雌蜂触角上具备有别于雄蜂的感器。据观察发现,管氏肿腿蜂触角感器种类、数量和分布在性别间存在差异,有几种感受器只存在于雌蜂触角上(田慎鹏和徐志强, 2003)。

本研究发现,寄主体重和产卵期互作对子代蜂存活率、出蜂数、成虫体重和性比等发育指标有影响,即寄主体重对子代蜂发育表现的影响随产卵期不同存在明显的差异:对存活率和子代蜂体重的影响发生在早期产卵的子代中,而对出蜂数和性比的影响发生在中期产卵的子代中;产卵晚期的子代发育几乎都不受寄主体重的影响(对子代存活的影响显然受个别极端体重寄主的影响)。虽然迄今仍不清楚在自然界雌蜂是否寄生 1 头以上的寄主,但鉴于雌蜂大部分无翅,使其搜寻范围限制在很小的空间内,难以对多头寄主进行寄生。所以,后期产卵只是理论上的潜在生殖力,在自然界无法实现。对肿腿蜂性比的大量研究均发现,性比约为 0.05(陈君和程惠珍, 2000; Tang *et al.*, 2014),但本研究观察产卵后期的子代性比(雄性占比)却高达 1,其原因除了寄主营养和发育时期(Li *et al.*, 2012)外,显然是后期精子匮乏无法产出受精卵(雌性)。类似精子匮乏导致雄性占比增大的现象也发现于其他寄生蜂中(Ode *et al.*, 1997)。

本研究对管氏肿腿蜂在不抚育子代情况下潜在的终身生殖力进行的观察分析发现,雌蜂产卵数量、子代存活率、出蜂量、子代雌蜂体型大小和性比等生物学特征均受寄主体型大小的影响,但并未呈现常见于独居寄生蜂中的正相关直线函数关系,而且这种关系主要表现在产卵早期所产子代蜂上。据此推测,管氏肿腿蜂在自然界可能只产出少部分卵,从而投入更多时间和更大的能量用于抚育子代蜂。本研究为进一步探究肿腿蜂准社会行为的进化提供了参

考数据，也可为大规模繁殖、释放肿腿蜂的生物防治实践提供参考。

致谢　感谢江苏省林业科学研究院徐福元、解春霞和郑华英为本实验提供管氏肿腿蜂和青杨天牛虫源。

参考文献（References）

Chen J, Cheng HZ, 2000. Advances in applied research on *Scleroderma* spp. *Chinese Journal of Biological Control*, 16(4): 166－170.［陈君，程惠珍，2000. 肿腿蜂的应用研究进展. 中国生物防治，16(4): 166－170］

Costa JT, 2006. The Other Insect Societies. Harvard University Press, Cambridge. 354－372.

Cottingham KL, Lennon JT, Brown BL, 2005. Knowing when to draw the line: designing more informative ecological experiments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3: 145－152.

Ding ZG, Cheng SC, Liu SY, 2010. Effect of different larval lengths of *Monochamu salternatus* on breeding *Scleroderma guani*. *Guizhou Forestry Science and Technology*, 38(4): 25－28.［丁志国，程绍传，刘思源，2010. 松墨天牛幼虫不同体长对繁育管氏肿腿蜂的影响. 贵州林业科技，38(4): 25－28］

Eickwort GC, 1981. Presocial insects. In: Hermann HR ed. Social Insects. Vol. II. Academic Press, New York. 229－230.

Godfray HCJ, 1994. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton. 232－245.

Gotelli NJ, Ellison AM, 2004. A Primer of Ecological Statistics. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 173－186.

Gotthard K, Berger D, Walters R, 2007. What keeps insects small? Time limitation during oviposition reduces the fecundity benefit of female size in a butterfly. *Am. Nat.*, 169: 768－779.

Harvey JA, 2005. Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: the importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomol. Exp. Appl.*, 117: 1－13.

Hu ZJ, Zhao XL, Li YS, Liu XX, Zhang QW, 2012. Maternal care in the parasitoid *Sclerodermus harmandi* (Hymenoptera: Bethylidae). *PLoS ONE*, 7(12): e51246.

Li YH, Chen M, Duan ZY, 2007. A propagation study of *Scleroderma guani* reared with *Monochamus alternatus* by tube transplanting. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 27(3): 41－43.［李永和，陈敏，段兆尧，2007. 利用松褐天牛转管繁育管氏肿腿蜂研究初探. 中南林业科技大学学报，27(3): 41－43］

Liu ZD, Xu BB, Li L, Sun JH, 2011. Host-size mediated trade-off in a parasitoid *Sclerodermus harmandi*. *PLoS ONE*, 6(8): e23260.

Mackauer M, Sequeira R, Otte M, 1997. Growth and development in parasitoid wasps: adaptation to variable host resources. In: Detter K, Bauer G, Volkl W eds. Vertical Food Web Interactions. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 191－203.

Matthews RW, Gonzalez JM, Matthews JR, Deyrup LD, 2009. Biology of the parasitoid *Melittobia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annu. Rev. Entomol.*, 54: 251－266

Ode PJ, Antolin MF, Strand MR, 1997. Constrained oviposition and female-biased sex allocation in a parasitic wasp. *Oecologia*, 109: 547－555.

Quicke DLJ, 1997. Parasitic Wasps. Chapman & Hall, London. 146－162.

R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.［2014-9-30］. URL http://www.R-project.org/.

Segoli M, Rosenheim JA, 2013. The link between host density and egg production in a parasitoid insect: comparison between agricultural and natural habitats. *Funct. Ecol.*, 27: 1224－1232.

Shi YQ, Wang SY, 2001. Increasing amount of spawned egg of *Sclerodermus guani* for propagation by transplanting tube. *Inner Mongolia Forestry Science & Technology*, (4): 28－29.［时亚琴，王素英，2001. 转管繁育提高管氏肿腿蜂产卵量的试验研究. 内蒙古林业科技，(4): 28－29］

Slansky F, 1986. Nutritional ecology of endoparasitic insects and their hosts－an overview. *J. Insect Physiol.*, 32: 255－261.

Tang XY, Meng L, Kapranas A, Xu FY, Hardy LCW, Li BP, 2004. Mutually beneficial host exploitation and ultra-biased sex ratios in quasisocial parasitoids. *Nature Communications*, 5: 4942.

Tian SP, Xu ZQ, 2003. Scanning electron microscopic observation of sensilla on the antenna of *Scleroderma guani*. *Entomological Knowledge*, 40(1): 59－62.［田慎鹏，徐志强，2003. 管氏肿腿蜂触角感器的扫描电镜观察. 昆虫知识，40(1): 59－62］

Zhang WG, Sun XG, Qu AJ, Liu YL, 2004. The oviposition behavior of *Scleroderma guani* Xiao *et* Wu. *Natural Enemies of Insects*, 26(1): 28－33.［张卫光，孙绪艮，曲爱军，刘亚利，2004. 管氏肿腿蜂的寄生和产卵行为研究. 昆虫天敌，26(1): 28－33］

Zhang WG, Yin SY, Li B, Guo GZ, Sun XG, 2005. Parasitism characteristics of *Scleroderma guani*. *Chinese Journal of Biological Control*, 21(3): 151－154.［张卫光，尹淑艳，李波，郭光智，孙绪艮，2005. 管氏硬皮肿腿蜂的寄生特性. 中国生物防治，21(3): 151－154］

Zhang ZX, Tian SZ, 1980. A preliminary study on the characteristics and utilization of benthyloid wasps. *Entomological Knowledge*, 27(2): 71－73.［张仲信，田淑珍，1980. 天牛肿腿蜂生物学特性及其利用的研究初报. 昆虫知识，27(2): 71－73］

（责任编辑：赵利辉）